Tetrachondra patagonica n. sp. und die systematische Stellung der Gattung.

Von

Carl Skottsberg.

Mit 8 Figuren im Text.

Während meiner zweiten südamerikanischen Reise, 1907—1909, stieß ich mitten in Patagonien auf eine kleine Pflanze, in der ich erst, ohne an Ort und Stelle eine nähere Untersuchung auszuführen, eine kleine *Crassula* vom *Tillaea*-Typus erblickte. Bei der Bearbeitung meiner Sammlung fand ich aber zu meinem großen Erstaunen, daß es sich um eine neue Art der bisher monotypischen, neuseeländischen Gattung **Tetrachondra** handelt, die ich als **T. patagonica** n. sp. beschreibe. Die Diagnose lautet:

Herba depressa repens ramosa habitu *Crassulae moschatae* simillima, caule radicante remote folioso ramulos dense foliosos erectos gerente, 1—1,5 mm diam. Folia integra lineari-lanceolata, 4—6 mm longa, 1—1,5 mm lata, acutiuscula, carnosula, in petiolum tenuiter membranaceum sensim angustata, margine versus basin sat longe ciliata, ceterum minute et sat remote denticulata, decussatim opposita, eximie connata vaginam formantia. Flores ad apices ramorum et ramulorum 1—2 terminales,

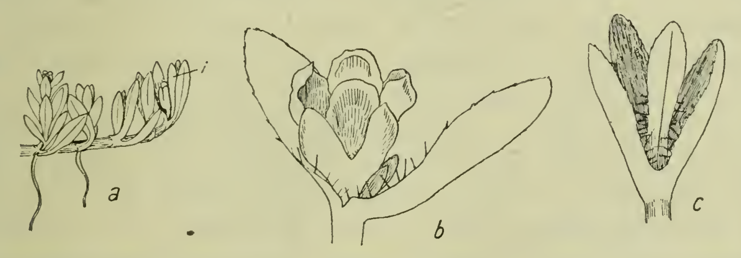


Fig. 1. *Tetrachondra patagonica*: *a* Stück der Pflanze, nat. Gr.; *b* Sproßspitze mit Blüte und Seitensproß, × 7; *c* zwei Blattpaare, × 5.

tetrameri, brevissime pedunculati, circ. 2 mm alti, expansi 2,5 mm diam. Calyx campanulatus, profunde et aequaliter 4-fidus, laciniis ovatis obtusis 1,2 mm longis et 0,6 mm latis, basi ciliolatis, versus apicem minutissime denticulatis. Corolla alba calycem superans, profunde et aequaliter 4-fida

lobis late ovatis obtusis, 2 mm longis et 1,5 mm latis. Stamina 4 corolla breviora, circ. 1 mm longa antheris luteis introrsis. Ovarium 0,6 mm altum, ad basin 4-partitum; nuculae 4 monospermae basi affixae testa minutissime verruculosa; semina anatropa erecta albuminosa. Stylus gynobasalis 1 mm longus post anthesin atque cum calyce paullum elongatus; stigma inconspicuum. — Fig. 1, 5, 8.

Hab.: Patagonia andina, Lacus San Martín, Peninsula Cancha Rayada (in territorio chilensi) ad marginem arenosum interdum inundatum lacusculi subsalsi, 18. I. 1909, copiose. Nuculae maturae desunt.

T. Hamiltonii (Kirk sub Tillaea!) Petrie simillima, sed magis robusta, differt etiam internodiis brevioribus, foliis longioribus angustioribus, magis ciliatis (in *T. Hamiltonii* 3—3,5 mm longis et 1,8 mm latis) corollae lobis latioribus, nuculis verrucosis sed non setulosis, stylo apice non incrassato. — Fig. 2.

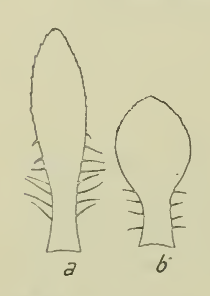


Fig. 2. Blatt von *Tetrachondra patagonica* (*a*) und *T. Hamiltonii* (*b*), × 5.

Ganz abgesehen davon, daß das Auffinden einer neuen Art, die einer bisher monotypischen, isoliert stehenden Gattung angehört, immer von Interesse ist, wird nach meiner Meinung die Entdeckung von *Tetrachondra patagonica* von pflanzengeographischer Bedeutung, indem wir in dieser Pflanze ein neues, ausgezeichnetes Bindeglied zwischen Neuseeland und dem australen Südamerika erblicken dürfen. Da die systematische Stellung der Gattung umstritten ist, hat es sich empfohlen, die Charaktere dieser Pflanzen und zunächst der neuen Art näher zu erörtern.

An den kriechenden, wurzelnden (an jedem Nodus eine Wurzel, vergl. Fig. 1 *a*) Sprossen sind die Internodien so gedreht, daß die Blätter nahezu in 2 Reihen zu sitzen kommen. Gegen die Spitze zu werden die Internodien, die bis 7—8 mm lang sind, allmählich kürzer, der Gipfel des plagiotropen Sprosses richtet sich auf, und wird, soweit ich sehen kann, von einer terminalen Blüte abgeschlossen. In der Achsel des obersten Blattpaares sitzt ein kleiner Seitensproß, meistens auch in den unteren. Der plagiotrope Sproß trägt in den Blattachseln abwechselnd rechts und links ortotrope Seitensprosse mit gedrängten Blattpaaren; nur eines der beiden Blätter eines Paares auf den plagiotropen Achsen kann einen Seitenzweig haben; diese Seitensprosse richten sich auf und werden von einer Blüte abgeschlossen; unterhalb der Blüte befindet sich ein kleiner Seitensproß. In seltenen Fällen beobachtete ich, daß dieser Seitensproß von einer Blüte II. Ordnung abgeschlossen wurde und die Gipfelblüte I. Ordnung zur Seite geschoben hatte; er trug dann auch unterhalb der Blüte einen kleinen Seitensproß. Wie sich die Pflanze im Winter verhält, ist mir unbekannt geblieben. Es finden sich gewöhnlich an den Nodi der aufrechten Achsen kleine Seitensprosse; es scheint somit natürlich, daß diese sich im nächsten



Fig. 3. Schnitte einer Schnittserie durch die Sproßspitze von *T. patagonica*. B_1, B_2 die zwei obersten Blattpaare, *Blst* Blütenstiel, *K* Kelch, *Co* Corolle. Gefäßbündel schwarz.

Frühjahr zu orthotropen Sprossen entwickeln, indem der sie tragende Sproß niederliegend wird.

Es scheint mir außer Zweifel gestellt, daß die Blüten echt terminal sind, was ja, falls der oben erwähnte kleine Seitensproß die Blüte zur Seite drängt und sich weiter entwickelt, eine sympodiale Sproßfolge in der Blütenregion bewirken würde. Bei *T. Hamiltonii* sind die Blüten terminal (nach Oliver, und ich bin zu demselben Resultat gekommen). Der kleine Seitensproß (*i* auf Fig. 1*a* und 3*d—g*) macht entschieden nicht den Eindruck einer Fortsetzung des Hauptsprosses; er ist während des Blühens noch sehr klein, oft sogar in der Blattscheide ganz versteckt; das Gefäßbündel der Hauptachse setzt sich direkt in den Blütenstiel fort, dagegen zweigt sich ein viel schwächerer Strang zu dem seitenständigen, kleinen Sproß ab.

Bei *T. Hamiltonii* ist der Sproßaufbau ganz derselbe, wenn auch der Habitus wegen des Standorts (diese Art wächst sogar beständig halb untergetaucht im Wasser) etwas verschieden wird.

Um die Orientierung der Blüte im Verhältnis zu dem obersten Blattpaare wie auch die Knospenlage feststellen zu können, wurden Knospen und Blüten aufgekocht und in Alkohol fixiert. Serien von Mikrotomschnitten wurden dann hergestellt, wodurch ich folgendes beobachten konnte. Die Kelchabschnitte nehmen dieselbe Stellung wie die Laubblätter ein und erscheinen auf dem Diagramm (Fig. 4) als direkte Fortsetzung von diesen, die Kronzipfel kreuzen sich mit ihnen diagonal. Die Knospenlage des Kelches ist klappig. Betreffs der Krone bin ich nicht zu ganz sicheren Resultaten gekommen. Man vergl. die Abbild. 3*a* u. 3*b*, Schnitte auf verschiedener Höhe in derselben Blüte, mit einander. Auf der Höhe der Staubbeutel in *a* glaubt man eine dachige Knospenlage vor sich zu haben, etwas weiter unten ist dieselbe aber schraubig; da nun die oberen Teile der Kronzipfel beim Pressen der Pflanze leicht in Unordnung gebracht werden, glaube ich, daß Fig. 3*b* für die Auffassung der Knospenlage maßgebend wird.



Fig. 4. Diagramm von *T. patagonica*.

Die Staubblätter sind im Schlunde inseriert, dicht unterhalb der Sinus zwischen den Kronzipfeln; die Antheren sind dithecisch und dorsifix (Fig. 8*d*). Der Griffel, dessen oberster Teil als papillöse Narbenfläche (Fig. 8*c*) ausgebildet ist, ist vollkommen gynobasisch. Die Klausen stehen episepal (vergl. z. B. Fig. 8*a*). Wegen der systematischen Stellung ist ja zu erwarten, daß die Zahl der Fruchtblätter zwei ist, was wohl durch Fig. 3*c* angedeutet wird. Frühe Stadien fehlen. Die Fruchtblätter stehen schräg im Verhältnis zu dem obersten Laubblattpaar. In dem Verlauf der Gefäßbündel habe ich vergebens nach Stütze für jene Deutung gesucht, denn

ein Mittelnerv des vermuteten Fruchtblattes ist, soweit ich sehen kann, nicht vorhanden; jede Klause erhält ihr eigenes Bündel (Fig. 3*c*).

Leider hatte ich, wie schon gesagt, nur aufgekochtes und nachträglich fixiertes Herbarmaterial zu meiner Verfügung, weshalb selbstverständlich die Präparate in embryologischer Hinsicht gar nicht befriedigend sind. Einiges lässt sich jedoch ermitteln. Die Samenanlagen (Fig. 5) sind anatrop, mit dem Mikropyle nach unten, und besitzen 1 Integument. Der Embryosack ist lang und schmal und erweitert sich gegen das Mikropylarende in ein Haustorium. Das ganze erinnert an die Abbildungen von *Myoporum* bei Billings (Flora 1901). Das Endosperm entsteht durch sukzessive Zellbildung. Am Chalazaende wurde eine Gewebepartie stärker gefärbt (zum Färben wurde Eisenhämatoxylin benutzt).

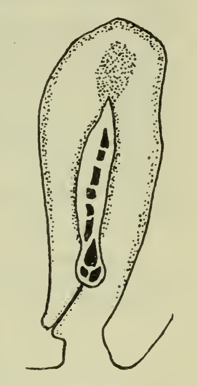


Fig. 5. Längsschnitt durch eine Samenanlage von *T. patagonica*, × 110.

Über die Biologie der Blüte läßt sich nur wenig sagen. Ihre Einrichtung ist gewiß ausgeprägt entomopräpod; es ist mir aber nicht gelungen eine Honigabsonderung nachzuweisen, eine Diskusbildung oder Nektarien sind nicht vorhanden. Sie ist proterandrisch; ich habe beobachtet, daß in einer noch nicht ganz offenen Blüte sämtliche Staubbeutel aufgesprungen waren. Da die Staubblätter die Narbe etwas überragen, ist spontane Selbstbestäubung wohl unvermeidlich. Die Pollenkörner sind kugelig-tetraëdrisch, mit glatter Oberfläche und sechs Furchen. Sie sind etwa 20 μ in Diam.

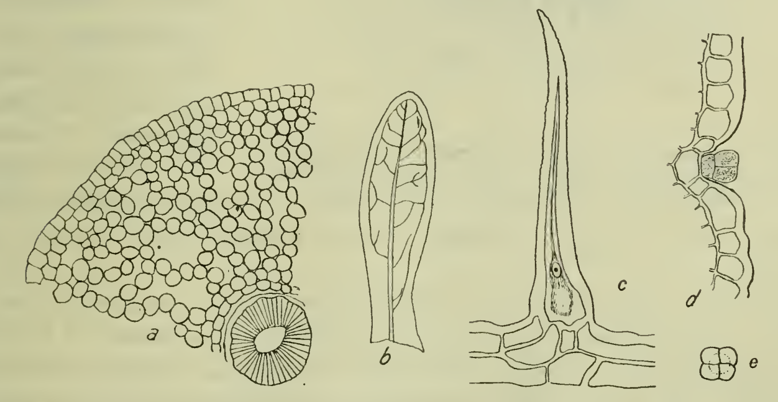


Fig. 6. *T. patagonica*: *a* Stammquerschnitt, × 50; *b* Blattnervatur, × 5; *c* einfaches Haar, × 180; *d—e* Glandelhaar von der Seite und von oben, × 180.

Anatomischer Bau. Meine Angaben über den inneren Bau von *Tetrachondra* beziehen sich auf die patagonische Art; ich kann aber hinzufügen, daß die neuseeländische in fast allen Einzelheiten mit jener übereinstimmt. Der Stamm (Fig. 6, 7) ist nach dem Wasserpflanzentypus gebaut,

mit kleinem, stark konzentriertem Zentralzylinder. Das Schutzgewebe des in wasserdurchtränktem Sande kriechenden Stammes ist als 3—4-schichtiges Periderm, wie gewöhnlich aus einem Phellogen entstehend, ausgebildet. Auf an der Oberfläche kriechenden Sprossen ist nur die Unterseite mit Kork ausgerüstet, die Oberseite zeigt eine einschichtige Epidermis. Dann folgt die mächtige primäre Rinde, die als ein — jedoch nicht sehr ausgeprägtes — Aërenchym ausgebildet ist. Die innere Abgrenzung der Rinde erfolgt wie gewöhnlich mit einer Endodermis von tangential gestreckten Zellen, deren Wände jedoch unverholzt sind. Die orthotropen Stämme sind etwas anders gebaut. Als Schutzgewebe dient die einfache Epidermis und die Rinde ist nicht aërenchymatisch ausgebildet.

Im Pericykel finden sich spärliche Sklerenchymzellen einzeln oder in Gruppen von 2 bis 3. Die Holzteile der Gefäßbündel bilden einen fast geschlossenen Hohlzylinder, der nur durch wenige, schwache primäre Markstrahlen durchbrochen wird. Das Mark ist unverholzt (Fig. 7).

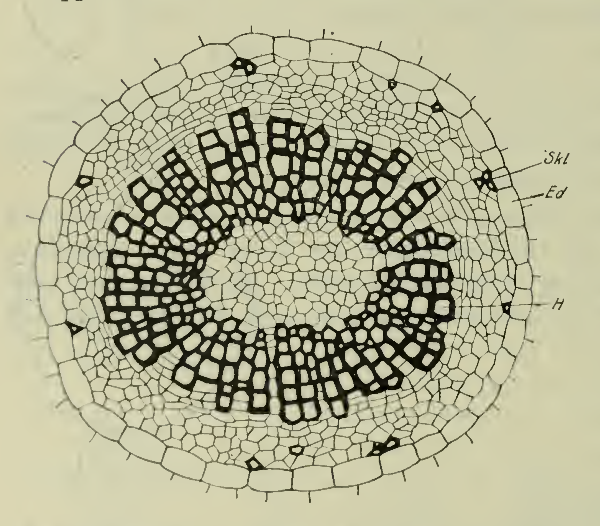


Fig. 7. Querschnitt durch das Gefäßbündel des Stammes von *T. patagonica*, ×180. *Ed* Endodermis, *Skl* Sklerenchymzellen im Perizykel, *H* Holzzylinder.

In den Blättern, die etwas fleischig sind, ist das Mesophyll nicht in Pallisaden- und Schwammparenchym differenziert, sondern gleichartig. Die Spaltöffnungen sind an beiden Seiten vorhanden und liegen im Niveau der Epidermis. Sie sind von 3—4 Zellen umgeben. Die Nervatur des Blattes wird durch Fig. 6*b* ersichtlich. Beim lebenden Blatt tritt sie kaum hervor.

Die Behaarung verdient auch Aufmerksamkeit. Einerseits haben wir die langen Randhaare (Fig. 6*c*, die jedoch bei den Blättern der kriechenden Achsen fehlen können) und kurzen Randpapillen, einzellige dickwandige Gebilde mit rauher Cuticula, andererseits findet man an beiden Seiten des Blattes wie auch am Stamm besonders innerhalb der Blattscheiden kleine eingesenkte Glandelhaare mit einzelligem Stiel und vierzelligem Kopf, wie dies die Abbildung 6*d*, *e* zeigt. Ihre Zellwände sind dünn, der Zellinhalt ist dicht plasmatisch. Sie stellen vielleicht Schleimdrüsen dar.

Die systematische Stellung von Tetrachondra.

Die Gattung *Tetrachondra*, auf *Crassula* (*Tillaea*) *Hamiltonii* gegründet, wurde von PETRIE in Hook. Ic. Plant. Ser. 4. Vol. III. Taf. 2250 (1892) beschrieben. Der Beschreibung wurde von OLIVER einige Bemerkungen über die systematische Stellung beigefügt. OLIVER stellt sie zögernd zu den Borragineen, und denselben Platz nimmt die Pflanze in CHEESEMANS »Handbook of the New Zealand Flora« (Wellington 1906) ein. Die Vermutung von HARMS (Nat. Pflzfam. N. 339), daß wir vielleicht ihre Verwandten unter den Crassulaceen zu suchen haben, ist entschieden abzulehnen; mit *Crassula* hat *Tetrachondra* nur eine habituelle — freilich wunderbare! — Ähnlichkeit.

In einem Aufsatz »Über *Tetrachondra*, Petrie, eine Scrophularineen-Gattung mit Klausenbildung« [Ber. deutsch. bot. Ges. 20, S. 221 (1902)] welcher auch von CHEESEMAN zitiert wird, hat HALLIER die systematische Stellung von *Tetrachondra* besprochen. Schon OLIVER machte darauf aufmerksam, daß die streng dekussierten Blätter, die mit einander scheidenartig verbundenen Blattstiele und die eiweißreichen Samen sie von den Borraginaceen trennen. HALLIER fügt nun hinzu, daß ihr die rauhe Behaarung der Borragineen fehlt — jedoch, wie wir sahen, nicht so ganz und gar, wie er glaubt, und auch *T. Hamiltonii* ist, was aus der Tafel in Ic. Plant. nicht deutlich genug hervorgeht, behaart (vergl. Abb. 2) — und daß sie überhaupt nicht »den Eindruck einer Borraginee mache«. Nun, hierin stimme ich ihm vollständig bei. Aber wichtiger und allein für sich maßgebend ist wohl die oben mitgeteilte Tatsache, daß die Stellung der Samenanlagen eine ganz andere ist; bei den Borragineen sind sie hängend und anatrop mit dem Mikropyle nach oben, bei *Tetrachondra* dagegen basal, anatrop mit dem Mikropyle nach unten. Somit dürfen wir wohl von einer näheren Verwandtschaft mit den Borraginaceen absehen. Ferner können nach HALLIER die Labiaten wegen ihrer zygomorphen Blüten nicht in Betracht kommen, und ebensowenig die Verbenaceen, bei denen »der Griffel niemals so tief eingesenkt ist« wie bei *Tetrachondra*. Betreffs der Verbenaceen ist es ja auch ganz richtig, daß man keine Gattung findet, mit der sich *Tetrachondra* vergleichen ließe. Die BRIQUETsche Einteilung in Nat. Pflzfam. benutzend, würde man unsere Gattung erstens mit Gruppe I, wo die Samenanlagen dieselbe Stellung haben, vergleichen. Bei den *Stilboideae* haben die Samen auch Nährgewebe, der Bau von Blüte und Frucht ist aber ein ganz anderer. Im Fruchtbau ist *Tetrachondra* den *Euverbeneae* gewissermaßen ähnlich, bei ihnen ist jedoch der Griffel nicht gynobasisch, und ebensowenig können die *Monochilae* in Betracht kommen. Bei den mit Nährgewebe ausgestatteten Pflanzen der zweiten Gruppe werden wir vergebens suchen und bei denen mit eiweißlosen Samen wäre nur an *Schizopremna* zu denken, die einzige

Gattung, wo der Griffel stark eingesenkt, obwohl nicht echt gynobasisch, ist.

Dagegen kann ich ihr nicht ohne weiteres mit HALLIER jede nähere Verwandtschaft mit den Labiaten absprechen. Fruchtbau und Stellung der Samenanlagen stimmen sehr gut überein, und das sind in diesem Falle wichtige Charaktere. Ferner möchte ich auf die Ähnlichkeit in der Behaarung aufmerksam machen. Nach VESQUE [Charactères des gamopétales etc. Ann. sci. nat. 7. sér. T. I. S. 344 (1885)] sind für die Labiaten einfache, konische, mehrzellige, einreihige Haare mit rauher Cuticula charakteristisch; ferner hebt er besonders das Vorkommen von kurz gestielten, oft eingesenkten, knopfförmigen Glandeln hervor. Einzellige Haare wie bei *Tetrachondra*, sind z. B. bei *Thymus* bekannt, und die Glandelhaare stimmen in ihrem Bau mit denen der Labiaten überein. Jedoch ist dies vielleicht ohne systematische Bedeutung, denn ähnliche Gebilde kommen ja auch bei anderen Familien der Tubifloren vor.

Es sind jedenfalls meiner Meinung nach die nächsten Verwandten von *Tetrachondra* unter den Labiaten zu suchen. Dagegen zeigt die Pflanze wohl viel weniger Beziehung zu den anderen Tubifloren, wie Solanaceen, Scrophulariaceen usw., wo ja u. a. der Fruchtbau ein ganz anderer ist. Es ist also merkwürdig, daß HALLIER so kategorisch *Tetrachondra* als eine »Scrophularineengattung mit Klausenbildung« betrachtet, und aus welchen Gründen? Er lehnt jede Beziehung zu den Labiaten wegen ihres Zygomorphismus und eiweißarmen Samen ab, betreffs der Verbenaceen genügt es, daß diese nie einen so tief eingesenkten Griffel haben — aber gleichzeitig trägt er kein Bedenken, *Tetrachondra* als Scrophulariacee zu erklären, eine Familie, wo wir keine Andeutung von Klausenbildung finden. Dies ist doch kaum logisch.

Die ganze Schlußfolgerung von HALLIER scheint mir wenig einwandfrei. Er hat beim Durchblättern von HOOKERS Icones Plantarum die Abbildung von *Veronica* sect. *Pygmaea* gefunden, und entdeckt, daß *Tetrachondra* und *Pygmaea* durch Zwerghaftigkeit und gegenständige, scheidig verbundene Blätter »hochgradig« übereinstimmen. Auch Form und Stellung der Perigonblätter, Antheren und Griffel sind ungefähr gleich — alles Merkmale von ganz untergeordneter oder gar keiner Bedeutung. Daß *Pygmaea* zygomorphe Blüten, fünfzähliges Perigon, 2 Staubblätter, aber gar keine Klausenbildung hat, das bedeutet für ihn nichts. Trotzdem nichts dafür spricht, zweifelt er nicht daran, daß die Vierzähligkeit bei *Tetrachondra* wie bei den typischen *Veronica*-Arten sekundär ist, und auf dieselbe Weise entstand. Bei *V. hederifolia* findet er »schwach vierfach gewölbte Kapseln«. Damit ist die Sache klar: *Tetrachondra* ist in unmittelbare Nähe von *Veronica* zu stellen und »mag sich hier durch weiter vorgeschrittene Klausenbildung aus ausgestorbenen, noch tetrandrischen Verwandten von *Pygmaea* entwickelt haben«. Wenn man aber die syste-

matische Stellung diskutiert, wird man wohl nur finden können, daß HALLIER sein mit so großer Sicherheit ausgesprochenes Urteil teils auf habituelle, gar nicht besonders augenfällige Ähnlichkeiten, teils auf ganz unzuverlässige Spekulationen gründet. Nach meiner bescheidenen Ansicht wird eine solche impressionistische Systematik nicht zum Ziele führen.

Kehren wir nun zu den Labiaten zurück. Die Übereinstimmungen waren ja groß und bezogen sich auf wichtige Merkmale. Aber es sind auch Unterschiede vorhanden. Der Bau des zylindrischen Stammes zeigt ja nichts labiatenartiges: dies tut jedoch wenig, weil die *Tetrachondra*-Arten Wasser- oder wenigstens Sumpfpflanzen sind und entsprechende anatomische Anpassungen zeigen. Wichtiger sind andere Verschiedenheiten. Die Blüten sind aktinomorph und tetramer (Fig. 8); so verhält sich nur die Labiatengattung *Preslia*, von der man jedoch wie von der noch deutlich zygomorphen *Mentha* immer annimmt, daß die Tetramerie sekundär ist. Es ist ja gewiß nicht unmöglich, daß dies auch bei *Tetrachondra* der Fall sein kann, es fehlen uns aber bis jetzt alle Hindeutungen darauf. Aus der Nervatur ist gar nichts zu holen. Und doch, wenn wir eine nähere Verwandtschaft mit Labiaten behaupten wollen, wäre ja auf eine primäre Tetramerie kaum zu denken. Für die endgültige Lösung dieser Fragen ist neues Material erforderlich[1]).



Fig. 8. *T. patagonica*: *a* Blüte, Krone und Staubblätter fortgenommen, ×12; *b* Kelchzipfel, ×16; *c* Narbe, *d* Krone, aufgeschlitzt und ausgebreitet, 1 Stb. fortgenommen, ×16.

Ein wichtiger Unterschied liegt gewiß in den einzelnen, terminalen Blüten, die Achsen I. Ordnung abschließen. So etwas ist ja unter den Labiaten vollkommen unbekannt.

Auch bei einer Gattung wie *Preslia* ist ja der typische Blütenstand wie auch alle anderen wichtigen Labiaten-Merkmale vorhanden. Ferner kann ich ja mit HALLIER die eiweißreichen Samen unserer Gattung hervor-

---

1) In diesem Zusammenhang mag erwähnt werden, daß ich eine abnorme Blüte fand, bei welcher das oberste Blattpaar mit dem niedersten Teil des Kelches verwachsen war; keine Innovation war hier vorhanden. Die Corolle zeigte 5 Abschnitte; der fünfte war von zwei anderen bedeckt. Durch Mikrotomschnitte wurde festgestellt, daß es sich um ein petaloid ausgebildetes Staubblatt handelte. Es waren dem entsprechend nur 3 Staubblätter vorhanden.

heben. Von *T. patagonica* besitze ich zwar keine reifen Samen, dagegen habe ich an dem Originalmaterial von *T. Hamiltonii*, das ich dem Direktor von Kew Gardens verdanke, konstatieren können, daß sie, wie die Abbildung von Oliver zeigt, mit reichlichem Nährgewebe ausgestattet sind.

Alles scheint mir darauf zu deuten, daß *Tetrachondra* ihren Platz unter den Tubifloren finden wird und, sofern wir die Frage jetzt beurteilen können, in der Nähe der Labiaten.

Es wäre wohl denkbar, daß die Gattung *Tetrachondra* als »genus anomalum« unter den Labiaten unterzubringen wäre. Da aber eine sonst sehr natürliche Familie dadurch weniger natürlich wird, läßt man sie lieber die Familie *Tetrachondraceae* bilden. Der künftige Bearbeiter der Labiaten für Englers Pflanzenreich wird wohl besser als ich diese Frage beurteilen können.

Botanisches Institut, Upsala, Mai 1912.